УДК 599.32:[591.121+591.127]

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КРОВИ И ЛЕГОЧНОГО ДЫХАНИЯ ГРЫЗУНОВ

В. П. Галанцев и И. Л. Туманов

(Физиологический институт ЛГУ и Западное отделение ВНИИЖП)

Эколого-физиологические особенности различных видов млекопитающих могут представлять существенный интерес в качестве дополнительных критериев к характеристике межвидовых различий животных.

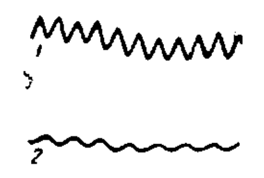
Задача настоящего исследования заключалась в изучении некоторых эколого-физиологических показателей крови и динамики параметров внешнего дыхания у мышевидных грызунов, ведущих различный образ жизни: роющий (норный) — желтогорлая и полевая мыши (*Apodemus flavicollis* Melch. и *A. agrarius* Pall.), обыкновенная (серая) и европейская рыжая полевки (*Microtus arvalis* Pall. и *Clethrionomys glareolus* Schreb.); околоводный (по Никитенко, 1964) и одновременно норный — водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.); полуводный — ондатра (*Ondatra zibethica* L.) и нутрия (*Myocastor coypus* Moll.) Для сравнения изучаемых показателей были использованы также грызуны и других видов — крыса серая (*Rattus norvegicus* Berk.), морская свинка (*Cavia porcella* L.), сурок степной (*Marmota bobac* Müll.), суслик крапчатый (*Citellus suslicus* Güld.).

Дыхание у интактных животных записывали при помощи микротермосопротивлений и измерительного моста от медицинского электротермометра («Темп-60») на ленте двухканального чернильно-пишущего электрокардиографа (модель 047) синхронно с записью электрокардиограммы (ЭКГ). Для изучения влияния повышенных концентраций углекислоты во вдыхаемом воздухе на параметры дыхания были использованы специальные герметические камеры. Изучение некоторых особенностей дыхания полуводных грызунов проводили на трахеотомированных особях. Кровь для анализов брали из хвоста у интактных животных или (в остром опыте) из сонной артерии. Эритроциты подсчитывали в счетной камере Горяева общепринятым методом. Размер эритроцитов определяли на фиксированных и окрашенных по Романовскому мазках крови. Концентрацию гемоглобина определяли гемометром Сали. Работа была выполнена на экспериментальной базе Института зоологии АН УССР.

В результате регистрации внешнего дыхания было установлено, что уровень легочной вентиляции так же, как и частота сердечной деятельности, у исследуемых грызунов проявляет обратную зависимость от веса тела животного (табл. 1). Различия в частоте дыхания грызунов сходного веса во многом можно объяснить особенностями их образа жизни. Так, у желтогорлых мышей в связи с их повышенной двигательной активностью (Наумов, 1948; Туманов, 1969) по сравнению, например, с серыми полевками бо́льшие частота пульса и внешнего дыхания. Частота же внешнего дыхания у полевых мышей и рыжих полевок примерно равного веса (20—25 *г*) приблизительно одинакова — в среднем 210—270 в мин. Однако у более активных и подвижных полевых мышей ды-

хание более глубокое, а следовательно, легкие вентилируются у них более интенсивно (рис. 1).

У околоводных и полуводных грызунов (водяная полевка, ондатра, нутрия) межвидовые различия в частоте дыхания прежде всего объясняются существенными различиями веса тела этих животных. Наименьшая частота дыхания свойственна самым крупным из исследованных грызунов — нутрии и сурку степному (табл. 1).



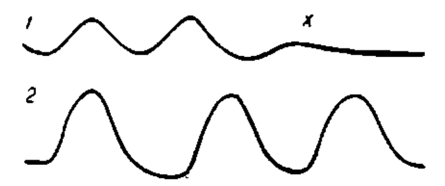


Рис. 2. Запись дыхания ондатры:
1 — перед нырянием (частота дыхания 100—109 в 1 мин.); 2 — после подъема на поверхность воды (частота дыхания 80 в 1 мин.). X — момент погружения в воду.

Рис. 1. Запись дыхания мышевидных грызунов:
1 — желтогорлая мышь (вес тела 30 г); 2 — обыкновенная полевка (вес тела 30 г); 3 — рыжая полевка (вес тела 18 г); 4 — полевая мышь (вес тела 25 г). Скорость лентопротяжного механизма 25 мм/сек.

Таблица 1

Частота дыхания и пульса у грызунов

Животное	n	Средний вес тела (в г)	Частота дыхания в 1 мин. M ± m	Частота сердцебиений в 1 мин. M ± m
Рыжая полевка	25	18,5	260±5,7	702±8,6
Полевая мышь	21	22,5	232±4,1	762±5,4
Обыкновенная полевка	21	36,0	207±2,9	625±9,6
Желтогорлая мышь	18	36,5	226±3,5	708±6,2
Водяная полевка	22	117,5	189±1,6	559±10,8
Крыса серая	10	175,0	165±3,1	486±3,4
Хомяк обыкновенный	4	215,0	135±8,1	412±6,5
Суслик крапчатый	5	265,0	116±6,9	403±6,1
Ондатра	25	945,5	99±4,6	310±12,5
Сурок степной	5	375,0	27±2,2	231±6,3
Нутрия	20	6545,0	26±1,9	140±6,1

Поскольку в жилых гнездовых камерах и норах мышевидных грызунов наблюдается повышенное содержание углекислоты (Некипелов, 1958; Туманов, 1966), представляется весьма интересным изучение влияния высоких концентраций углекислого газа на характеристику внешнего дыхания животных. В наших опытах у мышевидных грызунов при дыхании газовой смесью с 1,0—1,2% углекислоты наблюдалось лишь незначительное урежение и углубление дыхательных движений. Так, у желтогорлых мышей частота дыхания уменьшалась в среднем с 210—240 до 180—210 в 1 мин. Таким образом, у грызунов, ведущих норный образ жизни, в отличие от наземных видов (Сергиевский, 1950) воздействие на дыхательный центр повышенных концентраций углекислого газа не приводит к существенному изменению вентиляции легких.

Известно, что при нырянии у полуводных грызунов выключается внешнее дыхание. Поэтому во время пребывания животного под водой парциальное давление кислорода в крови и в тканях организма падает.

Однако даже значительное снижение содержания кислорода в крови полуводные грызуны переносят без видимых патологических сдвигов, что достигается наличием у них ряда анатомо-физиологических адаптаций (Irving, 1939, 1942; Harrison a. Tomlinson, 1963; Антипчук и Галанцев, 1963; Галанцев, 1964, 1965, 1969 и мн. др.).

Нами установлено, что при нырянии полуводные грызуны всегда погружаются в воду после предварительного вдоха, что увеличивает продолжительность пребывания их под водой. В первые пять-десять секунд после подъема на поверхность у этих животных наблюдается некоторое урежение частоты дыхания. При этом дыхание становится более глубоким, в связи с чем значительно увеличивается вентиляция легких (рис. 2). Это, в свою очередь, способствует интенсивному окислению крови, поступающей из венозных коллекторов в легкие (Галанцев, 1965). Вслед за начальным урежением дыхания у полуводных грызунов мы обычно наблюдали некоторое его учащение. Нормализация дыхания у полуводных грызунов зависит от продолжительности ныряния животного. У наземных млекопитающих (морские свинки, серые крысы) после экспериментального погружения их в воду на пять-десять секунд, как и после всякой задержки дыхания иного характера, дыхание учащалось. Однако после более длительного пребывания животных под водой, наоборот, происходило урежение их дыхания без заметного углубления.

Исследования показали, что рефлекторная задержка дыхания у полуводных грызунов является значительно более устойчивой, чем у наземных форм. При погружении в воду трахеотомированных ондатр мы ни разу не наблюдали у них дыхательных движений, хотя легкие животных и были соединены с атмосферным воздухом. Реакция сердечно-сосудистой системы на погружение (эффект брадикардии) у трахеотмированных животных при этом оставалась специфичной. Наземные трахеотмированные грызуны (морские свинки) в аналогичных условиях уже через несколько секунд после погружения в воду начинали дышать через трахеотубус, и на ЭКГ не появлялось характерных изменений ее элементов, свидетельствующих о кислородной недостаточности. Погружение же в воду не трахеотомированных наземных животных более чем на 20—30 сек. сопровождалось реакциями, характерными для терминальных состояний. Сказанное свидетельствует о том, что у полуводных млекопитающих, в отличие от наземных, в актах ныряния огромное значение имеют сложившиеся в филогенезе определенные физиологические реакции.

Известно, что одним из морфо-физиологических индикаторов вида может быть картина крови животного. При этом количество эритроцитов и гемоглобина являются основными показателями дыхательной функции крови. Мы установили, что у мелких мышевидных грызунов эритроцитов в 1 *мм*^{3} крови больше, чем у более крупных грызунов — бобра, нутрии, хомяка (табл. 2). У полуводных грызунов (ондатры, нутрии и речного бобра) не наблюдается заметного увеличения количества эритроцитов в крови по сравнению с наземными видами сходного веса (Коржуев, 1959, 1964; Шварц, 1956; Никитенко, 1966 и др.). В то же время у околоводного вида — водяной полевки — мы обнаружили более высокое содержание эритроцитов в крови по сравнению, например, с ондатрой, речным бобром и нутрией (табл. 2). Это, видимо, можно объяснить относительно низким содержанием в тканях этого животного запасов миоглобина. Если у речного бобра запасы мышечного кислорода превышают запасы кислорода в крови на 20%, то у водяной полевки — только на 9% (Никитенко, 1964). Следует отметить, что наши данные о содержании эритроцитов в крови водяной полевки отличаются от материалов других

Таблица 2

Количество эритроцитов и гемоглобина в крови грызунов

Животное	n	Средний вес тела (в *г*)	Количество эритроцитов (в млн. в 1 $мм^3$) M ± m	Количество гемоглобина (в г %) M ± m
Желтогорлая мышь	36	30	9,8±1,7	14,8±1,0
Полевая мышь	27	27	9,7±1,6	12,8±1,4
Рыжая полевка	27	22	9,2±1,5	11,2+1,3
Обыкновенная полевка	38	30	9,5±1,7	11,8±1,4
Водяная полевка	40	132	11,9±1,3	17,5±1,6
Суслик крапчатый	10	250	7,4±0,5	12,7±0,4
Хомяк обыкновенный	9	280	7,5±0,7	12,3±0,8
Ондатра	43	980	8,2±0,3	20,0±0,8
Сурок степной	10	3800	—	11,9±0,7
Нутрия	37	6695	4,2±0,0	15,0±1,8
Бобр речной	—	—	4,0 *	21,0 **

* По данным З. М. Канцельсона и И. И. Орловой (1956).
** По данным М. Ф. Никитенко (1964).

авторов (Шварц, 1956, 1960; Никитенко, 1966), что можно объяснить как различной методикой взятия крови, так и другими факторами.

Величина диаметра эритроцитов полуводных грызунов и грызунов, ведущих норный образ жизни, существенно не отличается от таковой наземных видов примерно одинакового веса тела (6,2—7,6 *мк*).

Основная роль в переносе газов крови принадлежит содержащемуся в эритроцитах гемоглобину. Для грызунов, ведущих норный образ жизни, характерно более высокое содержание гемоглобина в эритроцитах (табл. 2), чем у наземных видов с аналогичным весом тела (Коржуев, 1964). Это, по-видимому, можно объяснить приспособлением животных к измененной газовой среде, которая наблюдается в жилых норах.

Содержание гемоглобина в крови у полуводных видов (ондатра, бобр, нутрия, водяная полевка) превышает таковое у большинства наземных животных что является одним из проявлений адаптации полуводных грызунов к водной среде обитания и нырянию (табл. 2). Интересно, что у нутрии при содержании ее в клетках без доступа в воду для плавания в течение 3—4 лет количество гемоглобина в крови, по сравнению с нутриями, имеющими доступ в воду, снижалось в среднем у самок с 13,9 до 12,8 *г*%, а у самцов с 16,0 до 13,3 *г*%. Количество эритроцитов при этом оставалось без изменения.

В целом, как для грызунов, ведущих норный образ жизни, так и для полуводных и околоводных форм свойственно повышение дыхательной функции крови в основном за счет высоких концентраций гемоглобина. Это объясняется частым пребыванием одних грызунов в норах, в условиях изменнной газовой среды, а других (полуводных) — в условиях гипоксического состояния во время ныряния. Следовательно, дыхательная функция крови грызунов во многом определяется экологической спецификой вида.

ВЫВОДЫ

1. Частота дыхания у исследованных нами мышевидных грызунов находится в обратной зависимости от веса тела животного, а при равном весе бóльший объем легочной вентиляции наблюдается у более подвижных видов.

2. У грызунов, ведущих норный образ жизни, в среде с повышенным содержанием углекислоты наблюдается лишь незначительное увеличение объема легочной вентиляции.

3. У мелких мышевидных грызунов концентрация эритроцитов в крови более высокая, чем у крупных. Содержание гемоглобина в крови грызунов, ведущих норный и полуводный образ жизни, относительно выше, чем у наземных грызунов.

4. Содержание нутрий без воды для плавания и ныряния в течение 3—4 лет приводит к снижению концентрации гемоглобина в крови без заметного изменения в ней количества эритроцитов.

ЛИТЕРАТУРА

Антипчук Ю. П. и Галанцев В. П. 1963. Приспособительные реакции сердечно-сосудистой системы некоторых стенобионтных млекопитающих. В сб.: «Физиологические основы сложных форм поведения». М.—Л.

Галанцев В. П. 1964. Адаптація серцево-судинної системи нутрій до напівводного способу життя. ДАН УРСР, № 3.

Его же. 1965. Анатомо-физиологические основы экологии ондатры, нутрии и водяной полевки. Автореф. канд. дисс. К.

Его же. 1969. Роль вагусной иннервации в механизме возникновения рефлекторной брадикардии у ныряющих млекопитающих. В сб.: «Нервная система», в. 9. Л.

Канцельсон З. С. и Орлова И. И. 1956. Морфология нормальной крови речного бобра. Тр. Воронеж. гос. заповед., в. 6. Воронеж.

Коржуев П. А. 1959. Гемоглобин как фактор приспособления к гипоксии. Успехи совр. биол., т. 47, в. 3.

Его же. 1964. Гемоглобин. М.

Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.

Некипелов Н. В. 1958. Количество углекислого газа и кислорода в зимних норах грызунов. Изв. Иркутск. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, в. 19. Иркутск.

Никитенко М. Ф. 1964. О путях адаптации и специализации к водному образу жизни у различных млекопитающих. Тр. Всесоюз. совещ. «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция». Свердловск.

Его же. 1966. О строении мозга речного бобра в связи с особенностями его образа жизни и эволюцией. Зоол. журн., т. XLV, в. 2.

Сергиевский М. В. 1950. Дыхательный центр млекопитающих. М.

Туманов И. Л. 1966. Деякі морфо-фізіологічні особливості серцево-судинної системи гризунів, зумовлені умовами існування. Біологія корисних та шкідливих тварин України. К.

Его же. 1969. Межвидовые различия в показателях двигательной активности мышевидных грызунов. Вестн. зоол., № 2.

Шварц С. С. 1956. К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXXV, в. 6.

Его же. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. Тр. ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, в. 14. Свердловск.

Harrison R. I. a. Tomlinson I. D. W. 1963. Anatomical and physiological adaptations in diving mammals. Viewpoints in Biology, 2, Chapt. 4. London.

Irving L. 1939. Respiration in diving mammals. Physiol. Rev., v. 19, № 1.

Его же. 1942. The Action of the Heart and Circulation During Diving. Trans. N. Y. Acad. Sei., v. 5, № 1.

Поступила 12.VI 1968 г.

ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTIC OF RESPIRATORY FUNCTION OF BLOOD AND PULMONARY RESPIRATION OF RODENTS

V. P. Galantsev, I. L. Tumanov

(Physiological Institute of State University, Leningrad; the West Division of All-Union Research Institute of Animal Raw Materials and Furs)

Summary

Morpho-physiological indices were investigated of blood and external respiration of Muridae, leading burrow and semi-burrow mode of life. The respiration was registered on the electrocardiograph band synchronously with electrocardiogram. Blood test was carried out by the usual methods. It was established that frequency of rodent respiration is in a reverse dependence on the weight of animal body and if the weight is equal the greater volume of pulmonary ventilation is observed in more mobile species. In burrow rodents the abundance of carbon dioxide in inspirated air (1.0—1.2%) causes only slight raring and deepending of respiratory movements. In semi-aquatic rodents the raring and deepening of respiration follows the diving. In the animals under study the tendency is observed to decrease the erythrocytes in blood with an increase of body weight. No differences were detected in the dimensions of erythrocytes in different species. In burrow and semi-aquatic rodents the high concentration of haemoglobin in erythrocytes is observed. Maintenance of semi-aquatic rodents (coupies) without access to water for 3—4 years leads to the decrease of haemoglobin concentration up to 12.8—13.3 g% (as compared with 13.9—16.0 g%). In more active Muridae the concentration of haemoglobin is higher than in less active ones.